

ネコにおける上丘から垂直性眼球運動ニューロンへの入力様式

佐々木 勇 二

鳥取大学医学部眼科学教室

要 約

上丘はサッケード(衝動性眼球運動)の発現に重要な役割を果たし、また上丘にはこのサッケード発現に関係する **motor map** が存在する。本研究では、上丘から垂直性眼球運動ニューロンへのシナプス性入力およびこの入力と上丘 **motor map** との関連を調べるため、麻酔成ネコの上丘各部位を刺激し、上・下直筋運動ニューロンに誘起された細胞内応答を記録した。両側の上および下直筋運動ニューロンから得られた細胞内応答はいずれも、単シナプス性興奮性シナプス後電位(EPSP)、2または3シナプス性 EPSP あるいは抑制性シナプス後電位(IPSP)および多シナプス性 EPSP の複合であり、またこのうちの2または3シナプス性および多シナプス性成分は上丘 **motor map** にほぼ一致して出現することがわかった。これらの結果から、上丘から垂直性眼球運動ニューロンまでの2または3シナプス性経路および多シナプス性経路が上丘による垂直性眼球運動制御に関与していることが結論された。(日眼会誌 97:708-715, 1993)

キーワード: 上丘, **motor map**, 垂直性眼球運動ニューロン, シナプス性入力, ネコ

Input Pattern from the Superior Colliculus to Vertical Eye Movement-motoneurons in the Cat

Yuji Sasaki

Department of Ophthalmology, Faculty of Medicine, Tottori University

Abstract

The superior colliculus (SC) plays an important role in the transformation from visual and auditory signals to motor commands to generate saccadic eye movements toward targets. This study investigated the synaptic input patterns into vertical eye movement-related superior and inferior rectus motoneurons from the SC, using intracellular recording and SC stimulating techniques in anesthetized adult cats. I found that the responses obtained from these motoneurons consisted of complex components: a sequence of monosynaptic excitatory postsynaptic potentials (EPSPs), di- or trisynaptic EPSPs or inhibitory postsynaptic potentials (IPSPs) and polysynaptic EPSPs. The amplitudes of the latter two components nearly coincided with the motor map of the SC, which represented the correlation between the sites of SC stimulation and the directions and amplitudes of evoked saccades. I concluded that the SC elicits vertical eye movements through these di- or trisynaptic and polysynaptic pathways in the cat. (J Jpn Ophthalmol Soc 97:708-715, 1993)

Key words: Superior colliculus, Motor map, Vertical eye movement-motoneurons, Synaptic input, Cat

別刷請求先: 683 米子市西町 86 鳥取大学医学部眼科学教室 佐々木勇二

(平成4年9月28日受付, 平成5年1月21日改訂受理)

Reprint requests to: Yuji Sasaki, M.D. Department of Ophthalmology, Faculty of Medicine, Tottori University, 86 Nishi-machi, Yonago 683, Japan

(Received September 28, 1992 and accepted in revised form January 21, 1993)

I 緒 言

上丘へは、視覚、聴覚、体性感覚などの感覚性入力収束しており¹⁾、これらの感覚性入力によってサッケード（衝動性眼球運動）が生ずる。また、上丘にはサッケードに一致して発火するニューロンが存在している²⁾。このことから、上丘はサッケードの発現において、感覚情報を運動命令に変換するという重要な役割を果たすと考えられている。また、上丘を破壊すると、サッケードの発現そのものは保たれるが、サッケードの開始と正確さが障害されるという報告³⁾がある。この結果からも、感覚刺激点へ瞬時にしかも正確に眼球を向け、網膜の中心窩で捕えるという反射回路において上丘は中枢的な位置を占めていると考えられる。

その回路のうちの上丘からの遠心性経路に関して、1870年にはすでに Adamük⁴⁾によって、上丘の刺激により共役性の眼球運動が出現することが報告されている。その後 Hess⁵⁾や Apter⁶⁾によって一側の上丘を刺激したとき、刺激した上丘と反対側へ向かう水平性成分をもつ共役性眼球運動が起り、上丘の刺激点が内側であれば上方向、外側であれば下方向の垂直性眼球運動成分を含んでいるということが確認された。Robinson⁷⁾と Roucoux ら⁸⁾は、覚醒のそれぞれサルとネコを用いて実験を行い、上丘の刺激位置と誘起されるサッケードとの関係を表した motor map と網膜から上丘への投射を示す visual map とがほぼ重なり合うことを報告した。

また、上丘から外眼筋運動ニューロンへの入力様式に関して、外直筋や内直筋を支配する水平眼球運動ニューロンについては詳しい報告^{9)~12)}があるが、上・下直筋や斜筋を支配する垂直性眼球運動ニューロンへの入力に関しては Grantyn ら¹³⁾による下直筋運動

ニューロンについての報告がみられるにすぎない。そこで本研究では、細胞内記録法を用いて上丘から上・下直筋運動ニューロンへのシナプス性入力様式を明らかにし、併せてこの入力様式と上丘 motor map との関連を調べた。

II 方 法

実験には体重 2.1~4.5 kg の成ネコ 29 匹を用いた。エーテル吸入麻酔下、気管切開の後、頭部を脳定位固定装置に固定し、人工呼吸下に以下の手術を行った。一側の眼球を摘出後、眼窩内で上または下直筋神経をそれぞれの筋肉から分離し、双極性微小刺激電極上に固定し、逆行性刺激に用いた。一方、両側の頭頂骨を除去し、後頭葉を吸引の後、両側の上丘を露出した。なお、1匹の動物においては、露出した上丘の一側を吸引除去した。これらの手術終了後、麻酔を α -chloralose 麻酔(初回 20 mg/kg の腹腔内投与、実験途中追加投与)に切り換えた。記録中、筋弛緩剤(pancuronium bromide)を静脈内投与して動物を不動化し、人工呼吸を続けた。大腿動脈血圧もモニターし、100~130 mmHg に維持した。動物の体温(直腸温)は、胸腹部に接して設置した温熱ヒーターを用い、36~37℃ に保った。また、呼吸に伴う脳の動きを少なくするために両側の人工気胸も行った。

図1の実験模式図に示すように、一側の上丘の中間層または深層に多連金属微小電極(抵抗 150~250 k Ω)を刺入し上丘各部位の単極性刺激に用いた。また、他側の上丘を経て 2 MK-citrate または 3 M KCl を満たしたガラス微小電極(抵抗 15~30 M Ω)を上または下直筋運動ニューロン内に刺入し、細胞内電位の記録に用いた。上丘および上または下直筋神経の刺激は、電気刺激装置 (SEN-3201, 日本光電) によって発生させ

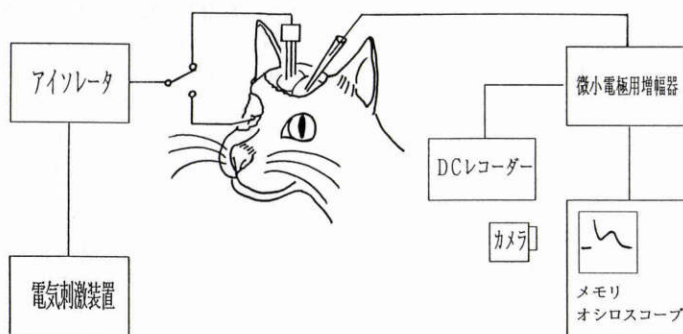


図1 実験模式図。

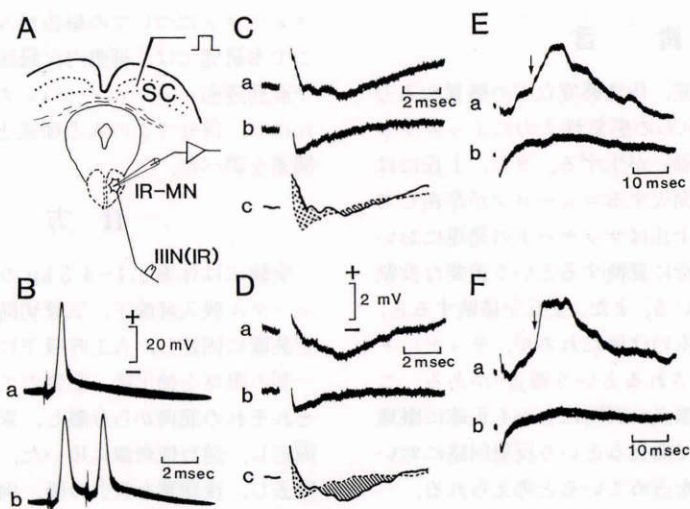


図2 下直筋運動ニューロンの記録.

A: 下直筋運動ニューロンについての電極配置図. B: 下直筋運動ニューロン同定のための下直筋神経刺激による逆行性スパイク. C-F: 上丘刺激による同側の1個の下直筋運動ニューロンの細胞内応答(a), 細胞外電位(b)および両者のスーパーインポーズ (C-c, D-c). C, D および E, F の時間軸はそれぞれ 2 msec と 10 msec. SC: 上丘, IR-MN: 下直筋運動ニューロン, IIIN (IR): 下直筋神経.

た持続 0.1 ms の矩形波電流をアイソレータ (SS-102 J, 日本光電) を經由し, それぞれの刺激電極に導いて行った. ガラス微小電極で導出した細胞内電位は, 微小電極増幅器 (ME-3221, M.E. COMMERCIAL) で直流増幅した後, メモリオシロスコープ (VC-11, 日本光電) に導き, カメラで撮影した. また細胞内膜電位は, ポータブル DC ペンリーダー (type 3057, 横河電機) で記録することによりモニターした.

実験終了後, 上丘の刺激電極に 20 μ A の陰性電流を 60 秒間通電して electrolytic lesion を作成し, 致死量の麻酔薬によって動物を屠殺した後, 脳を取り出してホルマリン固定し, 上丘内刺激部位の組織学的確認を行った.

III 結 果

図2 A は下直筋運動ニューロンの同定と同側の上丘刺激のための電極配置図を, B は下直筋運動ニューロン同定のための同側下直筋神経刺激によって生じた逆行性スパイクを, C-F はこのようにして同定した下直筋運動ニューロンの同側上丘刺激に対する細胞内応答の代表例を示す. C, E と D, F は, それぞれ上丘の異なる部位の刺激による反応で, a は細胞内電位, b は細胞内記録電極を細胞外に引き出したときの細胞外電

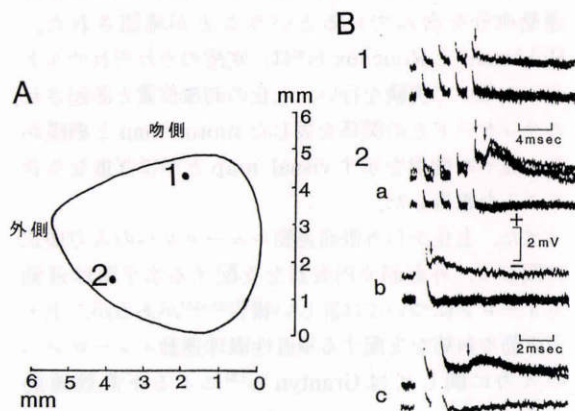


図3 刺激と同側の1個の下直筋運動ニューロンからの記録 (刺激強度 500 μ A).

A: 上丘の刺激部位 (1, 2). B-1: 上丘吻内側刺激 (A-1) の反応. B-2: 上丘尾外側刺激 (A-2) の反応. いずれも上段トレースは細胞内電位, 下段トレースは細胞外電位 (以下の図でもすべて上段トレースは細胞内電位, 下段のトレースは細胞外電位とし対比させる).

B-1, B-2-a および B-2-b, c の時間軸はそれぞれ 4 msec と 2 msec, 較正電圧は全て 2 mV.

位である。これら a, b の記録を重ね合わせると, C, D の c に示すように, 脱分極 (斑状の部分) と過分極 (斜縞の部分) が生じており, 記録電極を通しての細胞内通電により, この脱分極は興奮性シナプス後電位 (excitatory postsynaptic potential, EPSP), 過分極は抑制性シナプス後電位 (inhibitory postsynaptic potential, IPSP) であることが確認された, 速い掃引速度の C, D と遅い掃引速度の E, F すべての結果を総合すると, 上丘刺激によって同側の下直筋運動ニューロンの細胞内で得られる電位応答は, 潜時約 0.8 msec の単シナプス性 EPSP, 潜時 2.0~3.1 msec の 2 または 3 シナプス性 EPSP または IPSP, さらに 5 msec 以上の潜時を持つ多シナプス性 EPSP (E-a, F-a の矢印がその始まりを示す) の複合であることがわかった。

次に, 上丘の吻内側と尾外側刺激部位による応答の差異を調べるために以下の実験を行った。

図 3 は, 刺激強度 500 μ A の上丘刺激による同側の単一下直筋運動ニューロンの細胞内応答を示す。図の A は刺激側の上丘を背側より見た図で, 吻内側(1), 尾外側(2)の 2 つの部位で刺激し, その結果を B のそれぞれ 1, 2 に示している。吻合側刺激では, わずかに潜時 1.0 msec の単シナプス性 EPSP (B-1 の矢印) を認めるが, 他の成分は見られなかった。尾外側刺激では, 同様な潜時の単シナプス性および潜時 2.0 msec の 2 または 3 シナプス性 EPSP (それぞれ B-2-a の初めと 2 番目の矢印) を認めた。この尾外側刺激の効果は掃引速度を速くして記録した B-2 の b, c により明瞭に示される。すなわち, 1 発刺激では単シナプス性 EPSP (B-2-b の矢印) のみが, 2 発刺激では 2 または

3 シナプス性 EPSP も出現し (B-2-c の矢印), 刺激発数を増すと後者がより顕著になった。

図 4 は, 下直筋運動ニューロンの antagonist である同側の上直筋運動ニューロンについて同じ強度の上丘刺激を行って調べた結果である。上丘の吻内側刺激 (A-1) により単シナプス性および 2 または 3 シナプス性 EPSP (それぞれ B-1-a の初めと 2 番目の矢印) を認め一部スパイクも伴っていた。一方, 上丘の尾外側刺激 (A-2) では, 細胞外電位と比較して, より陰性の電位 (過分極) である 2 または 3 シナプス性 IPSP (C1-細胞内注入から IPSP と確認: B-2-a の矢印) が出現した。ことに 2 または 3 シナプス成分に注目すると, 上丘の吻内側刺激は EPSP を, 尾外側刺激は IPSP を誘起した。

次に刺激強度を約 1 mA に上げて, 潜時が 5 msec 以上の多シナプス性 EPSP 出現の上丘刺激部位特異性を調べた。図 5 は, 刺激上丘と同側の下直筋運動ニューロンについての結果で, A の上丘に番号で示したそれぞれ 5 カ所の刺激で得られた結果を B に同じ番号で示しており, 白丸の大きさは B の多シナプス性 EPSP の振幅の大きさを表している。また, 縦縞の部分は上丘の motor map で下方向の成分を持った眼球運動が誘発されるおよその範囲を示す。これらによると, 吻内側刺激に比べ, 下方向の成分の眼球運動が誘発される上丘の尾外側刺激によって, 誘起される多シナプス性 EPSP (B-1-3, 5 の矢印) の振幅が増大する傾向が認められた。図 6 は同側の上直筋運動ニューロンに関して同様の実験を行った結果で, A の縦縞の部分は motor map の上方向の成分を持った眼球運動が誘発

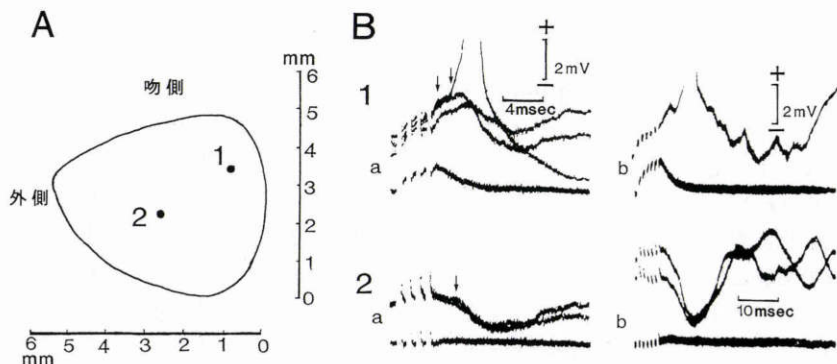


図 4 同側の 1 個の上直筋運動ニューロンからの記録 (刺激強度 500 μ A)。

A: 上丘の刺激部位 (1, 2), B-1: 上丘吻内側刺激 (A-1) の反応, B-2: 上丘尾外側刺激 (A-2) の反応, B-1-a, B-2-a および B-1-b, B-2-b の時間軸はそれぞれ 4 msec と 10 msec, 較正電圧は全て 2 mV。

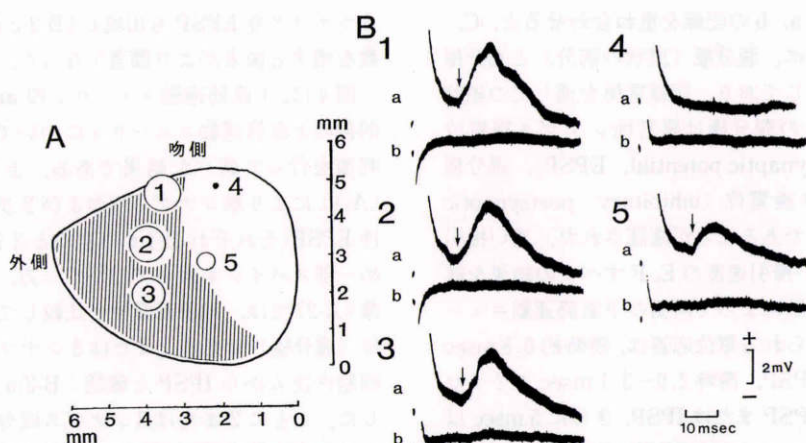


図5 同側の1個の下直筋運動ニューロンからの記録(刺激強度約1mA).
A: 上丘の刺激部位(1-5)とmotor mapの下方向成分の範囲(縦線の部分).
B: 1-5はAの刺激部位に対応した反応を示す.

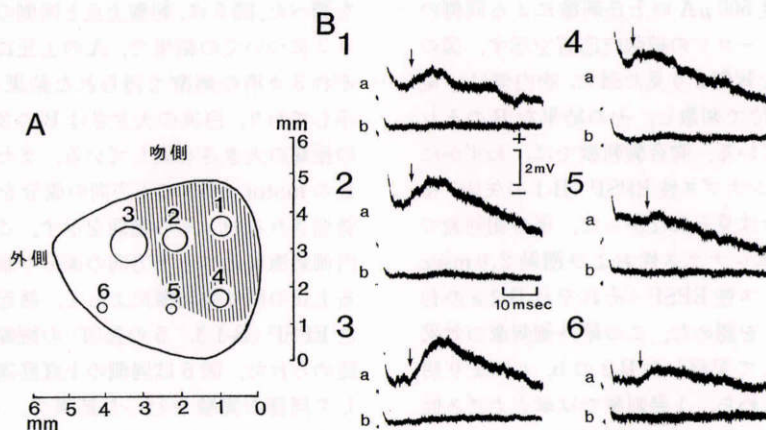


図6 同側の1個の上直筋運動ニューロンからの記録(刺激強度約1mA).
A: 上丘の刺激部位(1-6)とmotor mapの上方向成分の範囲(縦線の部分).
B: 1-6はAの刺激部位に対応した反応を示す.

されるおよその範囲である。多シナプス性 EPSP (B-1-6の矢印)の振幅は、下直筋運動ニューロンとは逆に、吻内側刺激で増大する傾向が認められた。多シナプス性 IPSP は認められなかった。

なお、刺激上丘と反対側の上・下直筋運動ニューロンについても同様の実験を行ったが、2または3シナプス性および多シナプス性成分とも上述の同側運動ニューロンで観察されたのとはほぼ同様の結果が得られた。

図7は、Aに示すように一侧の上丘吸引除去(斜線部分)後に上丘細胞の遠心性神経線維の走行している部位(矢印で指示した黒点)に刺激電極を刺入し、こ

の部位の刺激による反対側下直筋運動ニューロンの細胞内応答を記録したものである。図のBに示すように単シナプス性 EPSP, 2または3シナプス性 EPSP, 多シナプス性 EPSP(それぞれBの初め, 2番目および3番目の矢印)とも認められた。

図8は、それぞれ下直筋運動ニューロン、上直筋運動ニューロンに関する細胞内応答の潜時ヒストグラムである。1.5 msec 未満を単シナプス性、1.5 msec 以上4.5 msec 未満を2または3シナプス性、4.5 msec 以上を多シナプス性とみなした。ほとんどが EPSP 成分であるが、わずかながら IPSP 成分も認められた。

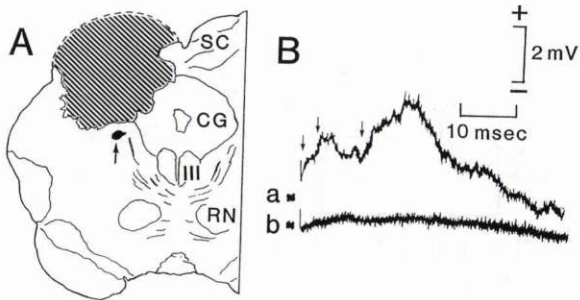


図7 上丘吸引後の下直筋運動ニューロンからの記録。

A: 一側の上丘をほぼ完全に吸引除去し(斜線の部分)矢印で指示した黒点の部位で刺激, B: 反対側下直筋運動ニューロンの細胞内記録(a)および細胞外記録(b), CG: 中心灰白質, III: 動眼神経核, RN: 赤核。

IV 考 按

1870年のAdamük⁴⁾の報告を初めとする上丘刺激による眼球運動誘起の研究^{5)~8)14)15)}, および視覚刺激に対する上丘細胞の反応の記録などにより, サッケードの発現における上丘の果たす役割について徐々に明らかになってきた。その結果, 上丘の役割の一つは, 視覚刺激の方向に視線を向けること, すなわち“foveation” (Schiller¹⁶⁾) または“visual grasp reflex” (Hess¹⁵⁾) に必要な sensory-motor の中継であると考えられている。しかし, 上丘から送り出された運動命令が, どのような経路を経て動眼神経核, 滑車神経核, 外転神経核の外眼筋運動ニューロンへ伝達される

かについては未だ不明な点が残されている。ただ, 水平系, 垂直系では外眼筋運動核より前の核上性中枢が脳幹の異なる部位に存在し(水平系は橋網様体傍正中部(PPRF), 垂直系は中脳・間脳境界に存在するCajal間質核やForel H野など), 上丘からこれら両者に別々の経路を経て運動命令が送られ, そこで水平・垂直それぞれの運動制御情報に変換され, 各外眼筋運動核に伝えられると考えられている。上丘から外眼筋運動ニューロンへの入力様式を調べることは, このような神経機構を解明する上で重要な意味を持っている。

著者は, この上丘から垂直性眼球運動ニューロンへの入力に関して, 下直筋運動ニューロンに加え, 上直筋運動ニューロンについても実験を行った。

図2に示すように, 上丘から下直筋運動ニューロンへの入力には, 上丘刺激によって潜時の異なるいくつかのEPSPおよびIPSPの複合が誘起されたことから, ただ1つの経路ではなく複数の経路が関与するものと考えられた。その中のどの経路を経て, 実際上丘のmotor mapに一致したサッケードを発現させる運動命令が伝達されるかについて, 単シナプス性経路, 2または3シナプス性経路, 多シナプス性経路に分けて考察する。

まず, 単シナプス性EPSPは, 調べたほとんどの上および下直筋運動ニューロンにおいて上丘の刺激部位にかかわらず出現した。この単シナプス性EPSPの出現は上丘ニューロンの軸索が動眼神経核内ニューロンへ直接投射することを示す組織学的報告¹⁷⁾¹⁸⁾からも示唆されるが, 本実験では, 単シナプス性EPSPとmotor mapとの間に関連が認められなかった。した

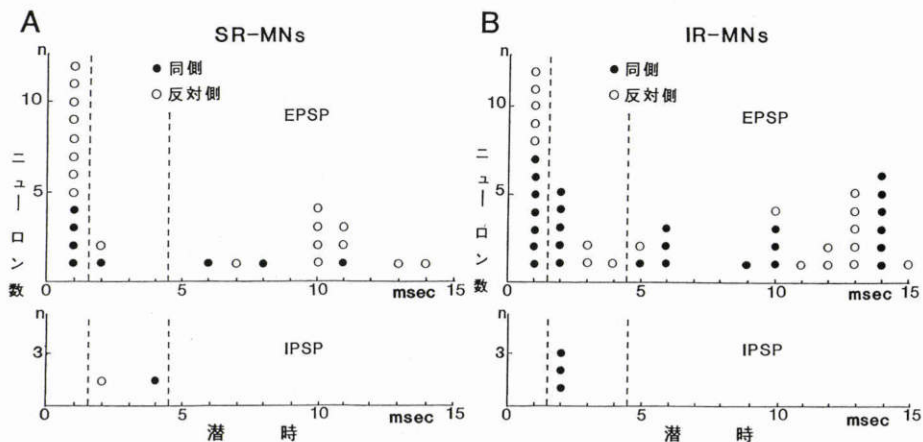


図8 潜時ヒストグラム。

A: 上直筋運動ニューロン (SR-MN), B: 下直筋運動ニューロン (IR-MN)。

がって、単シナプス性 EPSP は motor map に一致した眼球運動の発現には関与していないと考えられた。

次に、2 または 3 シナプス性 EPSP と IPSP 成分は、結果で述べたように上丘 motor map にほぼ一致した出現様式を示した。すなわち、図 4 に示したように、同側、反対側とも下直筋運動ニューロンでは、上丘の尾外側刺激で 2 または 3 シナプス性 EPSP が出現したが、吻内側刺激ではこのような EPSP は出現しなかった。また、IPSP 成分も一部存在したが、本実験では明らかな上丘刺激の部位特異性は認められなかった。したがって、上丘の尾外側刺激では、2 または 3 シナプス性興奮性経路によって両側の下直筋運動ニューロンに興奮が伝わるが、吻内側刺激では、このような興奮性経路がないために興奮が伝達されないことになり、下直筋運動ニューロンについては 2 または 3 シナプス性興奮性経路が motor map に関連した眼球運動制御を行っていると考えられた。一方、上直筋運動ニューロンについては、図 4 に示したように、吻内側刺激で 2 または 3 シナプス性 EPSP、尾外側刺激で同様な潜時の IPSP の出現が認められ、この結果は motor map に一致することから、上直筋運動ニューロンについては、2 または 3 シナプス性の興奮性経路ばかりでなく、抑制性経路も運動制御に関与すると考えられた。

多シナプス性成分については、上直筋運動ニューロン、下直筋運動ニューロンのいずれについても EPSP 成分のみで IPSP 成分は認められなかった。この多シナプス性 EPSP は、両側の下直筋運動ニューロンでは上丘の尾外側刺激で、上直筋運動ニューロンにおいては逆に吻内側刺激で、大きな振幅で出現する傾向、すなわち上丘 motor map にはほぼ一致した出現傾向を示した。

このような細胞内応答が上丘内の神経回路によって発生するか上丘以降の神経回路によって生じるか明らかにするため、1 例ではあるが図 7 のように上丘吸引後の反応を記録した。その結果、2 または 3 シナプス性および多シナプス性成分とも上丘内ではなく、上丘から運動ニューロンまでの経路の中に少なくとも 1 個以上の介在ニューロンが存在し、この介在ニューロンを経て生ずることがわかった。

以上より、上丘の motor map に関連した垂直系の眼球運動命令は、上丘から 2 または 3 シナプス性および多シナプス性経路によって上・下直筋運動ニューロンに伝達されることが結論された。この 2 または 3

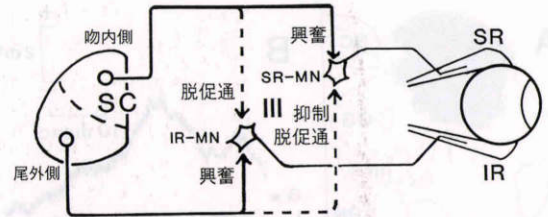


図9 上丘による上・下直筋運動ニューロン制御の推測模式図。

SR: 上直筋, IR: 下直筋。

シナプス性経路ばかりでなく、多シナプス性経路も関与することは、上丘の train 刺激開始後 20~30 msec の潜時でサッケードが誘起される⁸⁾という事実からも支持される。上丘から上・下直筋運動ニューロンへ至る神経機構としては、詳しくは解明されていないが、先に述べた中脳・間脳境界部の垂直性眼球運動の核上性中枢と称される Forel H 野や Cajal 間質核には垂直性眼球運動に一致した活動を示す burst neuron, tonic neuron, burst-tonic neuron などが存在し、さらに neural integrator の存在も推定されており、これらのニューロン間で上丘からの運動命令の spatial-temporal transformation が行われると考えられている¹⁾。

Nakao ら¹⁹⁾は、覚醒ネコを用いた実験結果から上丘からの垂直性眼球運動の指令は、Forel H 野内の先ず long-lead burst neuron または augmenting neuron へ送り込まれ、次いで近傍に存在する medium-lead burst neuron を経、垂直性眼球運動ニューロンへ伝えられるという、3 シナプス性経路の存在を示唆しており、著者の観察した 2 または 3 シナプス性成分は麻酔ネコを用いた実験結果ではあるが、この経路によって生じると思われる。また、眼球運動中も視線と目標との間の差（運動誤差）を認識し補正するフィードバック回路なども複雑に絡み合っており¹⁵⁾、その過程で多シナプス性成分が生ずると考えられた。したがって、上丘を介する垂直性眼球運動時にはただ 1 つの経路ではなく、複数の経路が関与しており、これらの結果として、ある特定の方向と大きさを持ったサッケードが発現すると考察した。この場合、覚醒ネコと麻酔ネコとの差異を考慮しなければならないが、本実験では多シナプス経路を遮断する作用の少ない α -chloralose 麻酔を用いて実験を行っているので（事実多シナプス性の反応も記録された）、本実験の結果から覚醒ネコで作動する神経経路も説明できると考えられた。

今回の実験結果によって推察される上丘による上・下直筋運動ニューロン制御の模式図を図 9 に示す。図のように上丘の吻内側のニューロンから、両側の上直筋運動ニューロンへは 2 シナプス以上の経路を経て積極的に興奮性の運動命令が伝達され、他方、両側の下直筋運動ニューロンへは興奮が伝わらないという脱促進（機能的には抑制と同じ）が働く。逆に、上丘の尾外側のニューロンから、両側の下直筋運動ニューロンへは 2 シナプス以上の経路による積極的な興奮性の運動命令が伝えられるが、このとき両側の上直筋運動ニューロンでは 2 または 3 シナプス性経路による抑制性とともに多シナプス性脱促進が働く。このような複雑なニューロン機構によって上丘による垂直性眼球運動が発現すると推察された。

稿を終えるにあたり、御指導、御校閲を賜りました本学眼科学教室玉井嗣彦教授、生理学第二教室中尾召三教授に感謝いたします。また、本実験に協力していただきました眼科学教室松井博美先生に感謝いたします。なお、本研究結果の一部は第 29 回日本神経眼科学会総会、日本神経科学学会第 15 回大会および第 96 回日本眼科学会総会において発表された。

本研究は文部省科学研究費補助金（課題番号 04454444）の補助を受けた。

文 献

- 1) Sparks DL: Translation of sensory signals into commands for control of saccadic eye movements: Role of primate superior colliculus. *Physiol Rev* 66: 118—171, 1986.
- 2) Wurtz RH, Goldberg ME: Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science* 171: 82—84, 1971.
- 3) Albano JE, Wurtz RH: Deficits in eye position following ablation of monkey superior colliculus, pretectum and posterior-medial thalamus. *J Neurophysiol* 48: 318—337, 1982.
- 4) Adamük E: Über die Innervation der Augenbewegungen. *Zentralbl Med Wiss* 8: 65—67, 1870.
- 5) Hess WR, Bürgi S, Bucher V: Motorische Funktion des Tektal- und Tegmentalgebietes. *Monatsschr Psychiatr Neurol* 112: 1—52, 1946.
- 6) Apter JT: Eye movements following strychninization of the superior colliculus of cats. *J Neurophysiol* 9: 73—86, 1946.
- 7) Robinson DA: Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res* 12: 1795—1808, 1972.
- 8) Roucoux A, Crommelinck M: Eye movements evoked by superior colliculus stimulation in the alert cat. *Brain Res* 106: 349—363, 1976.
- 9) Precht W, Schwindt PC, Magherini PC: Tectal influences on cat ocular motoneurons. *Brain Res* 82: 27—40, 1974.
- 10) Grantyn AA, Grantyn R: Synaptic actions of tectofugal pathways on abducens motoneurons in the cat. *Brain Res* 105: 269—285, 1976.
- 11) Grantyn A, Berthoz A: Synaptic actions of the superior colliculus on medial rectus motoneurons in the cat. *Neuroscience* 2: 945—952, 1977.
- 12) Grantyn A, Grantyn R, Roviné K-P, Berthoz A: Electroanatomy of tectal efferent connections related to eye movements in the horizontal plane. *Exp Brain Res* 37: 149—172, 1979.
- 13) Grantyn A, Grantyn R, Berthoz A, Ribas J: Tectal control of vertical eye movements: A search for underlying neuronal circuits in the mesencephalon. In: Roucoux A, et al (Eds): *Physiological and Pathological Aspects of Eye Movements*. Dr W Junk Pub. The Hague 337—344, 1982.
- 14) Guitton D, Crommelinck M, Roucoux A: Stimulation of the superior colliculus in the alert cat: I. Eye movements and neck EMG activity evoked when the head is restrained. *Exp Brain Res* 39: 63—73, 1980.
- 15) Roucoux A, Guitton D, Crommelinck M: Stimulation of the superior colliculus in the alert cat: II. Eye and head movements evoked when the head is unrestrained. *Exp Brain Res* 39: 75—85, 1980.
- 16) Schiller PH, Koerner F: Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J Neurophysiol* 34: 920—936, 1971.
- 17) Edwards SB, Henkel CK: Superior colliculus connections with the extraocular motor nuclei in the cat. *J Comp Neurol* 179: 451—467, 1978.
- 18) Harting JK, Huerta MF, Frankfurter AJ, Strominger NL, Royce GJ: Ascending pathways from the monkey superior colliculus: An autoradiographic analysis. *J Comp Neurol* 192: 853—882, 1980.
- 19) Nakao S, Shiraishi Y, Li W-B, Oikawa T: Mono- and disynaptic excitatory inputs from the superior colliculus to vertical saccade-related neurons in the cat Forel's field H. *Exp Brain Res* 82: 222—226, 1990.